

УДК 591.69-755.43

**ВОЗРАСТ ХОЗЯИНА И СТРУКТУРА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ
ПАРАЗИТОВ У ГОЛЬЯНА РЕЧНОГО *RHOXINUS RHOXINUS* (L.)**

© Г. Н. Доровских, В. Г. Степанов

Сыктывкарский государственный университет
Поступила 01.03.2004

В компонентных сообществах паразитов у половозрелого речного гольяна из разных географических районов могут не совпадать как доминирующие виды и группы видов, так и значения индексов, описывающих эти сообщества. Однако число групп паразитов, выделенных по соотношению условных биомасс, остается постоянным, а значения сумм ошибок уравнений регрессии, характеризующих сообщества, всегда ниже 0.250.

Компонентные сообщества паразитов у молоди этого вида рыб отличаются от сообществ паразитов у половозрелых рыб меньшим видовым богатством, меньшей биомассой и количеством особей паразитов. Сообщества паразитов у рыб 0+ нередко характеризуются меньшим числом групп паразитов, выделенных по соотношению их биомасс, наличием двух видов—доминантов, невозможностью подсчитать сумму ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс составляющих их видов.

Итог работам 1920—1990-х годов по изучению паразитарных сообществ подвел Пугачев (1999, 2000, и др.), он же заложил методические основы их дальнейшего изучения. К настоящему времени показано (Доровских, 1999а, б, 2000а—в, 2002а, б, 2003а—в; Доровских, Макарова, 2003; Макарова, 2003; Голикова и др., 2003, и др.), что для компонентных сообществ паразитов половозрелых рыб из экологически благополучных водоемов в период, когда сообщество содержит максимальное число видов, характерно наличие 3 групп видов, каждая из которых занимает интервал, равный 15-кратной разнице между максимально и минимально возможными величинами биомасс видов, составляющих эту группу сообщества; критической величиной суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов в таком сообществе, следует считать 0.250; большая величина ошибки свидетельствует о значительной разбалансированности отношений биомасс видов в сообществе. Всегда ли компонентные сообщества паразитов рыб при названных условиях соответствуют приведенному описанию и отличается ли от этого описания структура сообщества паразитов у молоди хозяина? Известно (Пугачев, 1999), что компонентные сообщества паразитов молоди рыб характеризуются как несбалансированные. В то же время показано (Доровских, 2002а) наличие состояний формирования, сформиро-

ванности и разрушения сообществ паразитов молоди и половозрелых особей гольяна речного, которые они проходят в течение года. Следовательно, сообщества паразитов молоди рыб могут быть как сбалансированными, так и несбалансированными.

Цель работы — на примере компонентных сообществ паразитов гольяна речного выяснить, насколько стабильны названные характеристики компонентных сообществ паразитов и выявить особенности структуры сообществ паразитов молоди рыб.

Под сообществом будет понимать «совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющую собой экологическое единство...» (Биологический..., 1986, с. 595).

В этой работе помимо использования общепринятого описания компонентных сообществ (Пугачев, 1999, 2000, и др.) мы учитывали одноклеточных паразитов и не только по числу особей паразитов, но и по данным об их условной биомассе, использовали графический способ отражения структуры сообщества и количественную оценку ее состояния (Доровских, 1996, 2001, 2002а, б, и др.).

Условная биомасса — приведенный линейный размер вида, умноженный на число найденных его особей. Приведенный линейный размер вида — среднее геометрическое из максимальных значений длины, ширины и высоты тела паразита данного вида. Полученную величину можно использовать как характеристику вида в составе рассматриваемого компонентного сообщества, характеризующегося имеющейся выборкой.

Вслед за Пугачевым (1999) в работе использованы понятия: «компонентное сообщество» — группа видов паразитов, населяющая популяцию хозяина; «автогенные виды» — виды, заканчивающие жизненный цикл в пределах гидробиоценоза; «аллогенные виды» — используют рыб и беспозвоночных как промежуточных хозяев, завершая развитие в птицах и млекопитающих, либо в позвоночных, в основном связанных с сушей; «виды—специалисты» — виды, встречающиеся только у рыб одного вида, рода или даже семейства; «виды—генералисты» — обычно приурочены к нескольким родам или семействам рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала произведен в 2000, 2001 и 2003 гг. из русла верхнего течения р. Печоры (территория Печоро-Илычского государственного природного заповедника, Троицко-Печорский р-н, Республика Коми) в районе пос. Якша (исследовано 65 экз. гольяна речного) и устья р. Гаревки (45 экз.). Координаты пос. Якша — 56°50'46" в. д., 61°49'05" с. ш., координаты стационара в устье р. Гаревки — 58°28'05" в. д., 62°03'41" с. ш. В районе р. Гаревки гольян отловлен 15 августа 2003 г. в течение часа из одного участка длиной около 3 м. Всего отловили 110 экз. гольяна возрастом от 0+ до 3+. Рыбу сразу фиксировали в 10%-ном растворе формалина. Гольяна разного возраста помещали в разные емкости. Затем рыбу вскрывали по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985) с учетом поправок для работы с фиксированной рыбой. На наличие паразитов просматривали и осадок, образовавшийся в материальных банках, в которых держали рыбу до вскрытия.

Для описания сообществ использованы (S — количество видов; N — число особей всех видов, для миксоспоридий — цист; n — число особей i -го вида; B — биомасса или условная биомасса всех видов; b_i — биомасса или

условная биомасса i -го вида; p_{i1} — относительное обилие i -го вида, равное p_i/N , и p_{i2} — относительное обилие i -го вида, равное b_i/B :

1) индекс разнообразия компонентных сообществ Шеннона

$$H_p = -\sum p_{i1} \ln p_{i1}, H_b = -\sum p_{i2} \ln p_{i2},$$

2) индекс выравненности видов в сообществе по обилию

$$E_p = H_p/\ln S, E_b = H_b/\ln S,$$

3) индекс доминирования Бергера-Паркера

$$d_p = N_{\max}/N_t, d_b = B_{\max}/B_t,$$

где N_t — общее количество особей паразитов всех видов в сообществе, N_{\max} — число особей доминантного вида, для миксоспоридий — цист, B_t — общая биомасса или условная биомасса всех особей паразитов всех видов в сообществе, B_{\max} — биомасса или условная биомасса всех особей доминантного вида.

При построении графиков применены натуральные логарифмы. Нумерация видов в сообществах произведена от вида с максимальным значением биомассы к виду с ее минимальным значением.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У голяна из русла р. Печоры в районе пос. Якша отметили 20 видов паразитов (табл. 1). У рыбы возраста 0+ нашли 4 вида, у особей хозяина возраста 2+—3+ — 12—19 видов.

У рыбы из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки нашли 16 видов паразитов (табл. 2). У голяна возраста 0+ отметили 3 вида, у рыб возраста 1+ — 7 видов, у хозяев возраста 3+ — 15 видов паразитов.

У голяна из района пос. Якша, где река приобретает равнинный характер, в паразитофауне присутствуют *Trichodina* sp., *Gyrodactylus macronychus*, *G. magnificus*, *Schistocephalus nemachili*, *Allocreadium isoporum*, Unionidae gen. sp. Наличие этих видов паразитов, видимо, связано со снижением скорости течения воды в реке, появлением песчаных и заиленных участков дна в ее русле, водной растительности, с возрастанием числа и разнообразия пойменных водоемов. Это способствует увеличению видового разнообразия и численности водных беспозвоночных — промежуточных хозяев паразитов, закреплению Unionidae, ведущих роющий образ жизни. Здесь же в большом количестве держатся водоплавающие и околоводные птицы — окончательные хозяева, в частности, для видов *Schistocephalus*, *Apatemon* и др. Вероятно, этим и объясняется более высокая зараженность здесь *Apatemon* sp. и ремнецами голяна.

У голяна из района впадения р. Гаревки, где р. Печора имеет предгорный характер, обнаружены *Muxobolus bramae* и *Philometra abdominalis*. Эти виды, наверняка, будут найдены и у голяна из равнинных участков реки.

В сообществе паразитов голяна из района пос. Якша во всех случаях отмечено по 3 группы паразитов (рис. 1; табл. 3). Суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений условных биомасс видов в составе сообщества, невелики (табл. 4) и не превышают критического значения 0.250 (Доровских, 2001, 2002в). В сообществе по численности и биомассе доминирует *Apatemon* sp., только в сообществе паразитов голяна 0+ по численности преобладает *Diplostomum phoxini*. В сообществе лидируют аллогенные виды и виды—генералисты (табл. 5). Индексы, подсчитанные по

Таблица 1

Паразитофауна голяна речного разного возраста из русла р. Печоры у пос. Якша
 Table 1. Parasite fauna in river minnow of different ages from the Pechora river near the Yaksha settlement

Виды паразитов	Возраст рыбы и даты ее отлова			
	0+	2+—3+		
	16.08.2001	30.06.200	0.06.2003	08.06.2003
<i>Myxidium rhodei</i> Leger., 1905	1(1)	—	—	3(1—8)
<i>Myxobolus musculi</i> Keysseltz, 1908	—	—	3(3—9)	2(11—18)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	—	—	3(6—8)	4(2—22)
<i>Trichodina</i> sp.	—	—	+	+
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	—	1(1)	1(1)	3(1—1)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	—	(8)	(2.27)	(10.5)
<i>G. macronychus</i> Malmberg, 1957	—	(2)	(0.67)	(1.9)
<i>G. linneus</i> Malmberg, 1964	—	(5)	(0.13)	(0.4)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	—	—	—	(0.07)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	—	—	—	(0.13)
<i>G. magnificus</i> Malmberg, 1957	—	(2)	(0.93)	(1.07)
<i>Schistocephalus nemachili</i> Dubinina, 1959 (larvae)	—	1(1)	1(1)	—
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	—	3(1—5)	2(1—3)	7(1—3)
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss, 1894)	1(1)	6(1—4)	7(1—2)	5(1—3)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(2—48)	20(9—96)	15(4—43)	15(4—126)
<i>Apatemon</i> sp. larvae	15(7—38)	20(21—499)	15(13—66)	15(3—141)
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	—	—	—	1(1)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	—	4(1—4)	10(1—4)	4(1—5)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	—	1(1)	4(1—2)	6(1—5)
Unionidae gen. sp.	—	—	2(1—1)	4(1—5)

Примечание. Здесь и далее за скобками число зараженных данным видом паразита рыб; в скобках — интенсивность инвазии или индекс обилия.

данным о численности и биомассе паразитов, близки по своим значениям. В начале июня значения индекса доминирования Бергера-Паркера низкие, индексов Шеннона и выравненности видов — высокие. В конце июня, наоборот, значения индекса доминирования Бергера-Паркера — высокие, а индексов Шеннона и выравненности видов — низкие. В середине августа сообщества паразитов рыб 0+ имеют средние значения индекса Бергера-Паркера, высокие — индекса выравненности видов, низкие — индекса Шеннона.

В сообществе паразитов голяна 1+ из района устья р. Гаревки виды по значениям своих условных биомасс поделились на 3 группы, в сообществе паразитов у голяна 3+ — на 4, в сообществе паразитов у хозяев 0+ — на 2 группы (рис. 2; табл. 6). Суммы ошибок уравнений регрессии ниже критического значения (табл. 7). В сообществе по численности и биомассе лидирует *Diplostomum phoxini*, преобладают аллогенные виды и виды—специалисты (табл. 8). Индексы, подсчитанные по данным о численности и биомассе паразитов, близки по своим значениям. Значения индекса доминирования Бергера-Паркера высокие, индекса Шеннона и выравненности видов — низкие.

Таблица 2

Паразитофауна гольяна речного разного возраста из русла р. Печоры
в районе устья р. Гаревки

Table 2. Parasite fauna in river minnow of different ages from the Pecora river
near the mouth of the Garevka river

Виды паразитов	Возраст рыбы		
	0+	1+	3+
<i>Myxidium rhodei</i> Leger, 1905	—	1(1)	2(1–3)
<i>Myxobolus brahami</i> Reuss, 1906	—	—	3(1–3)
<i>M. musculi</i> Keysseltz, 1908	—	4(1–2)	4(1–2)
<i>M. lomi</i> Donec et Kulakowskaja, 1962	—	2(1–2)	4(1–5)
<i>Dactylogyrus borealis</i> Nybelin, 1936	—	—	4(1–13)
<i>Gyrodactylus aphyae</i> Malmberg, 1957	—	—	(21)
<i>G. laevis</i> Malmberg, 1957	—	—	(1)
<i>G. limneus</i> Malmberg, 1964	—	—	(3)
<i>G. pannonicus</i> Molnar, 1968	—	—	(4)
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olbers, 1926)	—	1(2)	3(1–2)
<i>Diplostomum phoxini</i> Faust, 1918 larvae	15(3–47)	15(22–236)	15(88–1061)
<i>Apatemon</i> sp. larvae	5(2–5)	—	—
<i>Rhabdochona phoxini</i> Moravec, 1968	—	—	1(1)
<i>Philometra abdominalis</i> Nybelin, 1928	—	—	1(1)
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch, 1779) larvae	2(1–2)	6(1–5)	5(1–2)
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)	—	1(1)	5(1–2)

Итак, характеристики сообществ паразитов рыб разных возрастов в условиях района устья р. Гаревки очень близки, различны только показатели числа видов, особей и биомассы паразитов у хозяев разного возраста, что подтверждает известное правило Догеля (1958) о качественном и количественном нарастании зараженности паразитами хозяина с возрастом.

Характеристики сообществ паразитов у гольяна из района пос. Якша близки между собой только в начале июня 2003 г. Сообщества паразитов в конце июня 2000 г. и середины августа 2001 г. не похожи ни на одно из сообществ перечисленных выше, что требует своего объяснения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что структура компонентных сообществ ихтиопаразитов в значительной мере определяется возрастом паразитов. В связи с этим предложено различать сообщества в состояниях формирования, сформированности и разрушения (Доровских, 2002а, г).

Сформированное сообщество характеризуется небольшими величинами индекса доминирования, высокими — индексов Шеннона и выравнинности видов. Индексы, полученные по данным о числе особей и биомассе видов, близки по своим значениям. Число видов максимально для водоемов. Оно отличается наличием в структуре, выделенной по соотношению условных биомасс составляющих его видов, 3 групп паразитов. Точки условных биомасс видов в экологически благополучных водоемах точно ложатся на отрезки прямых линий. Виды в основном представлены зрелыми особями и личиночными стадиями паразитов, использующих рыбу как промежуточного хозяина.

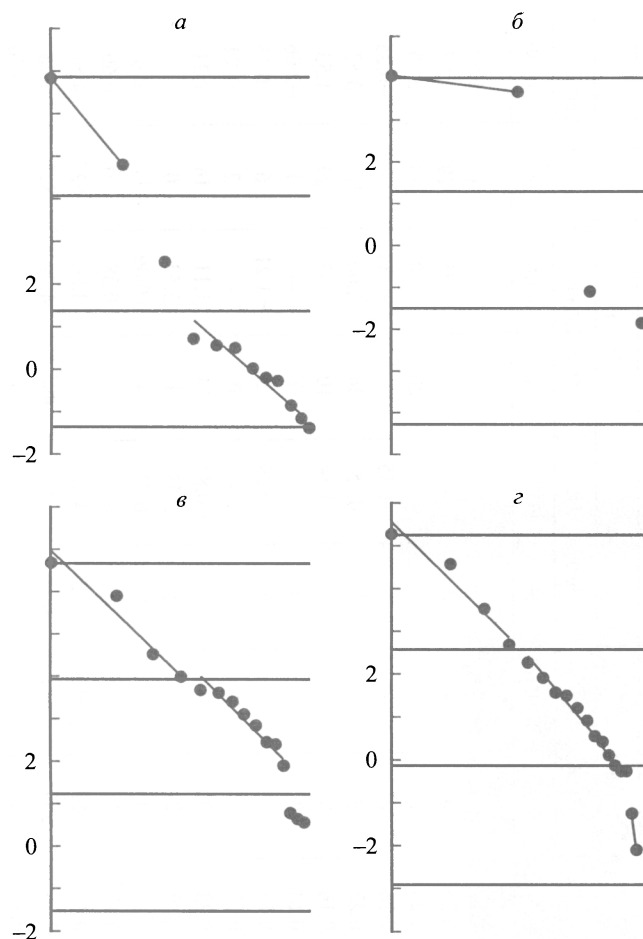


Рис. 1. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяна речного разного возраста из русла р. Печоры у пос. Якша (Центральная усадьба Печоро-Илычского биосферного заповедника).

а — рыба отловлена 30.06.2000 г., возраст рыбы 2+—3+; б — рыба отловлена 16.08.2001 г., возраст рыбы 0+; в — рыба взята 06.06.2003 г., возраст рыбы 2+—3+; г — голяна отловили 08.06.2003 г., возраст голяна 2+—3+. По оси абсцисс — упорядоченный ряд значений условных биомасс видов паразитов, образующих компонентное сообщество; по оси ординат — порядковые номера последовательных (по значениям условных биомасс) членов ряда. Шкала логарифмическая. Прямые, параллельные оси абсцисс — теоретически рассчитанные критические уровни.

Fig. 1. Variational curves of the conditional biomasses of parasites from river minnow of different ages in the Pechora river near the Yaksha settlement (Pechora-Ilychsky Biosphere Nature Reserve).

Сообществу в состоянии формирования присуще малое видовое разнообразие, низкие значения индекса Шеннона, часто высокие — индекса доминирования; наличие 2—3 групп паразитов в структуре, описываемой вариационными кривыми условных биомасс видов; отклонение точек условных биомасс видов от прямой регрессии; суммы ошибок уравнений регрессии ниже порогового значения; сообщество состоит из молодых особей и личиночных стадий паразитов.

Формирующееся сообщество по значениям индексов похоже на сообщество в состоянии разрушения.

Сообщество паразитов голяна в состоянии разрушения отличается низкими значениями индекса доминирования и относительно небольшим видо-

Таблица 3

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов голяяна разного возраста из р. Печоры в районе пос. Якша

Table 3. Measurements (mm) and general size (l, geometric mean of body length, width, and height) of the parasites in river minnow of different ages from the Pechora river near the Yaksha settlement

Виды паразитов	Средние размеры			l	Возраст рыбы и даты ее отлова							
					0+		2+—3+					
					16.08.2001 г.		30.06.2000 г.		06.06.2003 г.		08.06.2003 г.	
	L	B	H		N	ln (IN)	N	ln (IN)	N	ln (IN)	N	ln (IN)
<i>Myxidium rhodei</i>	0.6	0.3	0.3	0.38	1	−0.973	—	—	0	—	13	1.59
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.24	0	—	0	—	17	1.41	29	1.95
<i>M. lomi</i>	0.6	0.16	0.16	0.25	0	—	0	—	20	1.60	40	2.30
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.80	0.20	0.11	0.26	0	—	1	−1.35	1	−1.35	3	−0.25
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	—	8	0.55	34	2.00	158	3.53
<i>G. macronychus</i>	0.45	0.13	0.07	0.16	0	—	2	−1.14	10	0.47	29	1.53
<i>G. laevis</i>	0.35	0.1	0.06	0.13	0	—	0	—	0	—	1	−2.06
<i>G. limneus</i>	0.40	0.12	0.07	0.15	0	—	5	−0.29	2	−1.21	6	−0.11
<i>G. pannonicus</i>	0.40	0.12	0.07	0.15	0	—	0	—	0	—	2	−1.21
<i>G. magnificus</i>	0.60	0.17	0.10	0.22	0	—	2	−0.84	14	1.11	16	1.24
<i>Schistocephalus nemachili</i> l.	150	7	1.9	12.6	0	—	1	2.53	1	2.53	0	—
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.60	0.25	0.08	0.23	0	—	9	0.72	4	−0.09	11	0.9
<i>Allocreadium isoporum</i>	0.42	0.24	0.06	0.18	1	−1.703	10	0.60	8	0.38	10	0.60
<i>Diplostomum phoxini</i> l.	0.30	0.20	0.06	0.15	262	3.693	812	4.82	311	3.86	627	4.57
<i>Apatemon</i> sp. l.	0.66	0.34	0.06	0.24	239	4.041	3838	6.82	497	4.77	825	5.28
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.20	0.20	0.77	0	—	0	—	0	—	1	−0.26
<i>Raphidascaris acus</i> l.	1.28	0.03	0.03	0.11	0	—	8	−0.18	22	0.84	11	0.14
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.50	0.70	0.70	1.07	0	—	1	0.07	5	1.68	14	2.71
Unionidae gen. sp.	0.12	0.12	0.12	0.12	0	—	0	—	2	−1.43	13	0.44

Примечание. L — длина тела паразита, B — ширина тела, H — высота тела, N — число собранных особей паразита (для миксоспоридий — цист); l — приведенный линейный размер вида, ln — натуральный логарифм.

Таблица 4

Коэффициенты уравнений регрессии, характеризующих сообщества паразитов гольяна речного разного возраста из р. Печоры у пос. Якша

Table 4. Coefficients of the regression equations characterizing parasite communities in river minnow of different ages from the Pechora river near the Yaksha settlement

Возраст рыбы	Даты отлова рыбы	Уровни	a_0	a_1	$m_{y \cdot x}$
0+	16.08.2001	Первый	8.052	-1.993	—
		Второй	—	—	—
		Третий	—	—	—
		Сумма	8.052	-1.933	—
2+—3+	30.06.2000	Первый	2.371	-0.348	—
		Второй	—	—	—
		Третий	1.927	-0.462	0.115
		Сумма	4.298	-0.809	0.115
	06.06.2003	Первый	2.334	-0.468	0.143
		Второй	2.528	-0.461	0.084
		Третий	1.799	-0.632	0.014
		Сумма	6.661	-1.561	0.240
	08.06.2003	Первый	2.867	-0.515	0.178
		Второй	2.645	-0.420	0.052
		Третий	2.752	-0.067	0.000
		Сумма	8.264	-1.003	0.230

Примечание. a_0 , a_1 — коэффициенты уравнения регрессии; $m_{y \cdot x}$ — ошибка уравнения регрессии.

вым разнообразием. Это сообщество образовано 1—2 группами видов, ошибки уравнений регрессии, описывающих разброс точек условных биомасс паразитов, высоки. Паразиты представлены зрелыми, яйцекладущими и отмирающими особями; имеются личиночные стадии паразитов, использующих рыб в качестве промежуточных хозяев.

В начале июня в верхнем течении р. Печоры паразиты зрелые, яйцекладущие, личиночные стадии паразитов, использующих гольяна в качестве промежуточного хозяина, достигают максимальных размеров. И это оправдано, так как пролет и прилет водоплавающих и околоводных птиц в этих районах происходит в мае (Бешкарев, 2000). В эти же сроки, обычно 5—15 мая, вскрывается река (Атлас., 1997). Таким образом, паразиты, имеющие в качестве окончательного хозяина названных птиц, получают возможность попасть в следующего хозяина. Характеристики сообщества паразитов в начале июня совпадают с таковыми для сформированных сообществ.

В начале июля гольян идет на нерест (Королев, 2000). В 2000 г. это произошло в последней декаде июня. И именно в конце июня часть паразитов заканчивают яйцекладку или отрождение молоди, как например *Philometra abdominalis* (Определитель., 1987). Это сразу же отражается на характеристиках сообщества. Значения индекса доминирования возрастают, а индексов выравненности видов и Шеннона — снижаются, в сообществе увеличивается доля видов—генералистов, т. е. получается картина противоположная августу, когда гольян находится в посленерестовом состоянии. Эти данные совпадают с данными Пугачева (1999) для сообществ паразитов озерного гольяна. Видимо, в конце июня начинается процесс разрушения сообщества.

Таблица 5

Характеристика компонентных сообществ паразитов голяна речного разного возраста из р. Печоры у пос. Якша

Table 5. Characteristics of the component communities of parasites in river minnow of different ages from the Pechora river near the Yaksha settlement

Показатели	Даты отлова рыбы			
	16.08.2001	30.06.2000	06.06.2003	08.06.2003
Исследовано рыб	15	20	15	15
Возраст рыбы	0+	2+—3+	2+—3+	2+—3+
Общее число видов паразитов	4	12	15	18
Общее число особей паразитов	503	4697	948	1809
Общее значение условной биомассы	97.6	1059.4	210.42	381.53
Количество автогенных видов	2	9	12	16
Количество аллогенных видов	2	3	3	2
Доля особей автогенных видов	0.004	0.010	0.147	0.197
Доля биомассы автогенных видов	0.006	0.009	0.152	0.225
Доля особей аллогенных видов	0.996	0.990	0.853	0.803
Доля биомассы аллогенных видов	0.994	0.991	0.848	0.775
Количество видов—специалистов	1	6	7	10
Доля особей видов—специалистов	0.521	0.177	0.414	0.488
Доля биомассы видов—специалистов	0.412	0.121	0.310	0.397
Количество видов—генералистов	3	6	8	8
Доля особей видов—генералистов	0.479	0.823	0.586	0.512
Доля биомассы видов—генералистов	0.588	0.879	0.690	0.603
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Apatemon</i> sp.	<i>Apatemon</i> sp.	<i>Apatemon</i> sp.
Доминантный вид по значению биомассы	<i>Apatemon</i> sp.	То же	То же	То же
Характеристика доминантного вида	ал/с; ал/г	ал/г	ал/г	ал/г
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.521	0.817	0.524	0.456
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.583	0.862	0.562	0.514
Выравненность видов по числу особей	0.518	0.215	0.482	0.499
Выравненность видов по биомассе	0.515	0.198	0.530	0.519
Индекс Шеннона по числу особей	0.718	0.535	1.306	1.442
Индекс Шеннона по значениям биомассы	0.713	0.491	1.436	1.500

Примечание. ал — аллогенный вид, с — вид—специалист, г — вид—генералист.

В августе наряду с особями паразитов прошлой генерации появляются особи паразитов новой генерации. В это время значительно возрастает интенсивность инвазии *Diplostomum phoxini* (табл. 2). По своим характеристикам сообщества паразитов голяна из района устья р. Гаревки соответствуют сообществу в состоянии формирования (табл. 8). При этом характеристики сообществ паразитов голяна разного возраста совпадают, различаются только показатели числа видов, особей и биомассы паразитов. Число групп видов в сообществе в этот период колеблется от 2 до 4. Сообщество паразитов рыб 0+ из района пос. Якша отличается от сделанных описаний и не подпадает под классификацию Пугачева (1999), делящего сообщества на сбалансированные и несбалансированные. Однако по числу видов, показателям зараженности *D. phoxini* рыб, «графической» структуре оно похоже на сообщество паразитов голяна 0+ из района устья р. Гарев-

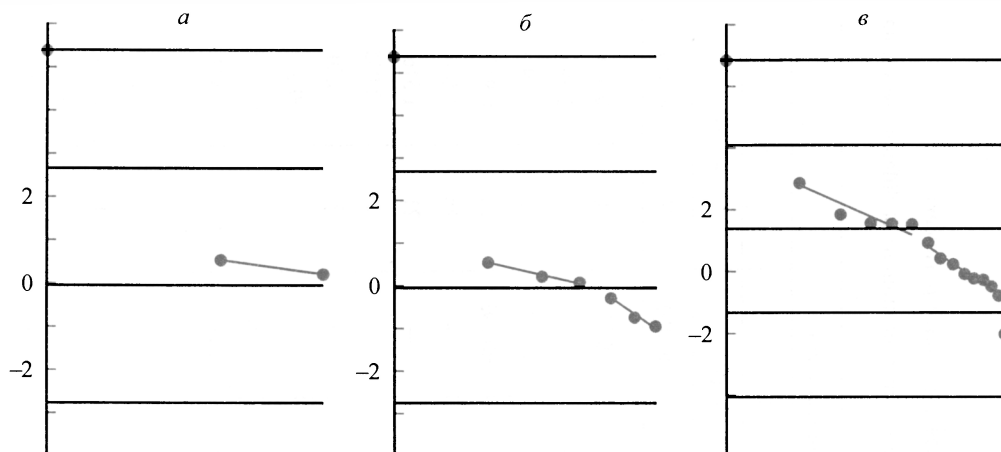


Рис. 2. Вариационные кривые условных биомасс паразитов голяна речного разного возраста из русла р. Печоры в районе устья р. Гаревки (рыба отловлена 15.08.2003 г.).

a — возраст голяна 0+; *b* — возраст рыбы 1+; *v* — возраст голяна 3+. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Variational curves of the conditional biomasses of parasites from river minnow of different ages in the Pechora river near the mouth of the Garevka river (fish captured at 15.08.2003).

ки. Отсюда можно предположить, что сообщество паразитов голяна 0+ из района пос. Якша, вероятно, находится в состоянии формирования, на это указывает и наличие в сообществе двух видов—доминантов.

Таким образом, в августе сообщества паразитов, судя по имеющимся данным, находятся в стадии становления и отличаются неустойчивостью. Это не случайно, так как в конце августа—сентябре через эти места осуществляется пролет околородных и водоплавающих птиц (Бешкарев, 2000), и паразиты вновь получают шанс попасть в окончательного хозяина.

Итак, сообщество паразитов голяна в начале июня сформировано, в конце июня, видимо, находится в начале фазы разрушения, в середине августа сообщество формируется.

Ранее (Доровских, 2002д) сделано описание 6 компонентных сообществ паразитов половозрелого голяна речного из оз. Кривое на о-ве Колгуев, водоемов Печорского и Мезенского бассейнов. Для них характерны следующие общие черты: в сообществе лидируют аллогенные виды и виды—специалисты; доминирует аллогенный специалист *D. phoxini*; в компонентном сообществе паразитов голяна отмечено по 3 группы видов; сумма ошибок уравнений регрессии не превышает 0.250. Эти признаки присущи и сообществам паразитов голяна из район устья р. Гаревки (табл. 8; рис. 2).

В двух экологически благополучных участках р. Колвы в компонентных сообществах паразитов у половозрелого голяна лидируют автогенные виды и виды—специалисты; доминирует автогенный специалист *Thelohanellus oculileucisci*; по значениям условных биомасс виды разбиты на 3 группы; суммы ошибок уравнений регрессии менее 0.250 (Доровских, 2000б, в).

В сообществах паразитов голяна 2+—3+ из района пос. Якша в июне отмечено по 3 группы паразитов (рис. 1); суммы ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений условных биомасс видов в составе сообщества, не превышают 0.250; по численности и биомассе доминирует *Apatemon* sp.; лидируют аллогенные виды и виды—генералисты (табл. 5).

Таким образом, доминирующие виды и группы видов в сообществах паразитов могут меняться, как и значения индексов, их описывающих. Этот

Таблица 6

Приведенные линейные размеры (мм) паразитов гольяна речного разного возраста из р. Печоры в устье р. Гаревки

Table 6. Measurements (mm) and general size (l, geometric mean of body length, width, and height) of the parasites in river minnow of different ages from the Pechora river near the mouth of the Garevka river

Виды паразитов	Средние размеры			l	Возраст рыбы					
					0+		1+		3+	
					n = 15		n = 15		n = 15	
	L	B	H		N	ln (lN)	N	ln (lN)	N	ln (lN)
<i>Myxidium rhodei</i>	0.6	0.3	0.3	0.378	—	—	1	−0.973	4	0.413
<i>M. bramae</i>	4.5	4.5	4.5	4.500	—	—	—	—	4	2.890
<i>M. musculi</i>	0.84	0.13	0.13	0.242	—	—	5	0.191	5	0.191
<i>M. lomi</i>	0.6	0.16	0.16	0.249	—	—	3	−0.293	10	0.911
<i>Dactylogyrus borealis</i>	0.8	0.2	0.11	0.260	—	—	—	—	18	1.544
<i>Gyrodactylus aphyae</i>	0.6	0.17	0.1	0.217	—	—	—	—	21	1.516
<i>G. laevis</i>	0.35	0.1	0.06	0.128	—	—	—	—	1	−2.055
<i>G. limneus</i>	0.4	0.12	0.07	0.150	—	—	—	—	3	−0.80
<i>G. pannonicus</i>	0.4	0.12	0.07	0.150	—	—	—	—	4	−0.512
<i>Phyllodistomum folium</i>	0.6	0.25	0.08	0.229	—	—	2	−0.781	4	−0.088
<i>Diplostomum phoxini</i> l.	0.3	0.2	0.06	0.153	384	4.075	1401	5.369	5999	6.824
<i>Apatemon</i> sp. l.	0.66	0.34	0.06	0.238	17	1.397	—	—	—	—
<i>Rhabdochona phoxini</i>	11.5	0.2	0.2	0.772	—	—	—	—	1	−0.259
<i>Philometra abdominalis</i>	120	1	1	4.932	—	—	—	—	1	1.596
<i>Raphidascaris acus</i> l.	1.28	0.03	0.03	0.105	3	−1.16	16	0.517	7	−0.310
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	2.5	0.7	0.7	1.070	—	—	1	0.068	6	1.859

Таблица 7

Коэффициенты уравнений регрессии, характеризующих сообщества паразитов гольяна речного разного возраста из р. Печоры в устье р. Гаревки
 Table 7. Coefficients of the regression equations characterizing parasite communities in river minnow of different ages from the Pechora river near the mouth of the Garevka river

Возраст рыбы	Уровни	a_0	a_1	$m_{y \cdot x}$
0+	Первый	—	—	—
	Второй	1.336	-1.244	—
	Сумма	1.336	-1.244	—
1+	Первый	—	—	—
	Второй	1.461	-1.481	0.077
	Третий	2.302	-0.471	0.047
	Сумма	3.762	-1.953	0.124
3+	Первый	—	—	—
	Второй	2.595	-0.680	0.207
	Третий	2.302	-0.437	0.040
	Сумма	4.897	-1.117	0.248

Таблица 8

Характеристика компонентных сообществ паразитов гольяна речного разного возраста из р. Печора в районе устья р. Гаревки
 Table 8. Characteristics of the component communities of parasites in river minnow of different ages from the Pechora river near the mouth of the Garevka river

Показатели	Возраст рыбы		
	0+	1+	3+
Исследовано рыб	15	15	15
Общее число видов паразитов	3	7	15
Общее число особей паразитов	404	1429	6088
Общее значение условной биомассы	63.21	220.26	966.81
Количество автогенных видов	1	6	14
Количество аллогенных видов	2	1	1
Доля особей автогенных видов	0.007	0.020	0.015
Доля биомассы автогенных видов	0.005	0.025	0.049
Доля особей аллогенных видов	0.993	0.980	0.985
Доля биомассы аллогенных видов	0.995	0.975	0.951
Количество видов—специалистов	1	2	8
Доля особей видов—специалистов	0.950	0.983	0.995
Доля биомассы видов—специалистов	0.931	0.978	0.965
Количество видов—генералистов	2	5	7
Доля особей видов—генералистов	0.050	0.017	0.005
Доля биомассы видов—генералистов	0.069	0.022	0.035
Доминантный вид по числу особей	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>	<i>Diplostomum phoxini</i>
Доминантный вид по значению биомассы	То же	То же	То же
Характеристика доминантного вида	ал/с	ал/с	ал/с
Индекс Бергера-Паркера по числу особей	0.951	0.980	0.985
Индекс Бергера-Паркера по биомассе	0.931	0.975	0.951
Выравненность видов по числу особей	0.198	0.063	0.041
Выравненность видов по биомассе	0.245	0.082	0.109
Индекс Шеннона по числу особей	0.218	0.12	0.110

вывод согласуется с результатами исследований Пугачева (2000) компонентных сообществ паразитов гольяна из водоемов Евразии. В то же время число групп паразитов, выделенных по соотношению условных биомасс, остается постоянным, как и значения сумм ошибок уравнений регрессии, характеризующих сообщества, всегда ниже 0.250.

Компонентные сообщества паразитов молоди рыб отличаются от сообществ паразитов половозрелых рыб меньшим видовым богатством, меньшей биомассой и количеством особей паразитов. Сообщества паразитов рыб 0+ характеризуются порой меньшим числом групп паразитов, выделенных по соотношению их биомасс, наличием двух видов—доминантов, невозможно подсчитать сумму ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс составляющих их видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 04-04-96030), Министерства сельского хозяйства и продовольствия Республики Коми, Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми.

Список литературы

- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа, ДиК, 1997. 116 с.
- Бешкарев А. Б. Водоплавающие и околоводные птицы // Земля девственных лесов (Печоро-Илычский биосферный заповедник). Сыктывкар, 2000. С. 80—87.
- Биологический энциклопедический словарь / Ред. М. С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.
- Голикова Е. А., Макарова Л. Р., Степанов В. Г. Структура зрелых компонентных сообществ паразитов рыб // Проблемы современной паразитологии. Междунар. конф. и III съезд Паразитол. общ-ва при РАН. Петрозаводск, 2003. С. 126—127.
- Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9—54.
- Доровских Г. Н. Структура паразитофауны *Phoxinus phoxinus* (L.) с позиций концепции А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина // Паразитологические проблемы больших городов. СПб., 1996. С. 31.
- Доровских Г. Н. Структура сообществ ихтиопаразитов в водоемах с разной степенью загрязнения // Матер. Междунар. совещ. «Жизнь и факторы биогенеза». Ижевск, 1999а. С. 56—58.
- Доровских Г. Н. Структура сообществ паразитов как показатель состояния среды // Междунар. конф. «Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере». Сыктывкар, 1999б. С. 69—70.
- Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Науч.-практич. конф. «Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала». Сыктывкар, 2000а. С. 47—49.
- Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов водоемов нефтегазоносных районов по данным ихтиопаразитологических наблюдений // Науч.-практич. конф. «Геоэкологические аспекты функционирования хозяйственного комплекса Западной Сибири». Тюмень, 2000б. С. 30—33.
- Доровских Г. Н. Мониторинг гидробиоценозов по ихтиопаразитологическим исследованиям в бассейне реки Колва // Материалы научн.-практич. конф. «Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы». Сыктывкар, 2000в. С. 55—61.

- Доровских Г. Н. Теоретические и методические подходы к изучению компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Биоразнообразии европейского Севера. Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2001. С. 57—58.
- Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002а. 50 с.
- Доровских Г. Н. Паразитарные сообщества нарушенных гидробиоценозов // Тр. Междунар. форума по проблемам науки, техники и образования. Т. 3 / Под ред. В. П. Савиных, В. В. Вишневого. М.: Академия наук о Земле, 2002б. С. 34—35.
- Доровских Г. Н. Методика мониторинга гидробиоценозов по структуре и видовому богатству сообществ паразитов рыб // Экологический мониторинг. Уч.-методич. пособие. Сыктывкар, 2002в. С. 50—105.
- Доровских Г. Н. Сезонные состояния компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // Матер. 3-й Регион. межвуз. науч.-технич. конф. «Вузовская наука — региону». Вологда, 2002г. С. 174—176.
- Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов голяна речного в бассейнах рек Печора, Мезень и в оз. Кривое на о-ве Колгуев // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского северо-востока. Сыктывкар, 2002д. С. 151—162. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 170).
- Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов *Carassius carassius* из водоемов северо-востока европейской части России // Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера». Сыктывкар, 2003а. С. 31.
- Доровских Г. Н. Организация компонентных сообществ паразитов пресноводных рыб // II Междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере». Сыктывкар, 2003б. С. 23—24.
- Доровских Г. Н. Компонентные сообщества паразитов рыб в экологически благополучных и загрязненных водоемах // Пробл. совр. паразитол. Междунар. конф. и III съезд Паразитол. общ-ва при РАН. СПб., 2003в. С. 143—144.
- Доровских Г. Н., Макарова Л. Р. Компонентные сообщества паразитов золотого карася *Carassius carassius* (L.) из водоемов северо-востока европейской части России // Паразиты рыб: современные аспекты изучения. Конф., посвящ. памяти доктора биологических наук, профессора Б. И. Купермана (1933—2002). Борок, 2003. С. 19—20.
- Королев В. В. Рыбы // Земля девственных лесов (Печоро-Илычский биосферный заповедник). Сыктывкар, 2000. С. 95—100.
- Макарова Л. Р. Компонентные сообщества паразитов золотого карася *Carassius carassius* (L.) из водоемов реки Локчим // II Междунар. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на Севере». Сыктывкар, 2003. С. 49.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3. 583 с.
- Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Пугачев О. Н. Паразитарные сообщества речного голяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 196—209.

HOST AGE AND STRUCTURE OF THE COMPONENT COMMUNITIES OF PARASITES IN RIVER MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (L.)

G. N. Dorovskikh, V. G. Stepanov

Key words: fish parasites, component community, *Phoxinus phoxinus*, Pechora river, Komi Republic.

SUMMARY

Species composition and structure of the communities of fish parasites in river minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) from the Pechora river were investigated in two of the Pechora-Ilychsky Biosphere Nature Reserve, Komi Republic. The component communities of the parasi-

tes in river minnow are shown to have a one-year cycle including the states of development, completion, and destruction.

Communities in the state of development are characterized by a low variety of species, low values of Shannon index, often high values of domination index, presence of only two groups of parasites in the structure described by variational curved of the conditional biomasses of species, deviation of the conditional biomasses of species from the linear regression, and sum of errors of the regression equations lower a threshold value. The communities consist of young individual parasites and their larval stages.

Completed community is characterized by the following properties. There are three groups of parasites, differing in allometric index, in the structure, discerned by the ratio of conditional biomasses of the species included. Conditional biomasses of species in ecologically safe reservoirs lie on the segments of straight lines. Species variety reaches its maximum. Species are presented mainly by mature specimens and larval stages of the parasites using fish as intermediate host.

Community in the state of destruction shows low values of domination index and relatively small variety of species. Such community is consist of one or two groups of species, which are represented by mature, oviparous, and dying individuals. There are larval stages of parasites using fish as intermediate hosts.

Dominant species or species groups, as well as values of indexes describing the component communities of parasites, can be different in mature river minnow from different geographical regions. However, the number of groups of parasites, formed by the ratio of conditional biomasses, remains constant, and sum of errors of the regression equations characterizing the communities is always below 0.25.

Component communities of parasites in young river minnows differ from the communities in mature fishes by lower variety of species, lower biomass, and lower number of individual parasites. The communities of parasites in 0+ old fishes are often characterized by lesser number of groups of parasites, classified by the ratio of their biomasses, and presence of two dominate species. It is often impossible to count the sum of errors of the regression equations describing spread in values of biomasses of the species forming the community.